Populációdinamikai modellek és matematikai vizsgálatuk

című doktori értekezés tézisei

Írta: **Svantnerné Sebestyén Gabriella**

Témavezető: **Faragó István**, egyetemi tanár
Alkalmazott Analízis és Számításmatematikai Tanszék

ELTE TTK Matematika Doktori Iskola
A doktori iskola vezetője: Faragó István, egyetemi tanár

Alkalmazott Matematika Doktori Program
A program vezetője: Karátson János, egyetemi tanár

Eötvös Loránd Tudományegyetem
Természettudományi Kar

2018

1. Általános bevezetés, célkitűzés

Az alkalmazott matematika egyik legfontosabb feladata a biológiai, fizikai és kémiai jelenségek modellezése és vizsgálata. A biomatematika élettudományi problémákat vizsgál. Ennek egy részét képezi a populációdinamika, amely a különféle élőlények egyedszámának változásával és ütemének vizsgálatával, illetve időbeli és térbeli eloszlásával foglalkozik [10], [13]. Ezek modellezésére közönséges differenciálegyenleteket, térbeli változó esetén pedig parciális differenciálegyenleteket használhatunk [5]. Késleltetett differenciálegyenletek segítségével realisztikusabb modelleket kaphatunk. Ugyanakkor ezen modellek vizsgálata bonyolult, algebrai problémákra vezethető vissza. Ilyen jellegű algebrai problémákkal foglalkozik például a [6] cikk.

A legtöbb ökoszisztémában a fajok egymással kapcsolatban állnak. Jelölje $N_1(t), N_2(t), \ldots, N_n(t)$ a populációk egyedszámát. Ekkor a populációk számának időbeli változása és egymás közötti kapcsolata a

$$\begin{cases} \dfrac{du_1(t)}{dt} = f_1\left(u_1(t), u_2(t), \ldots, u_n(t)\right) \\ \dfrac{du_2(t)}{dt} = f_2\left(u_1(t), u_2(t), \ldots, u_n(t)\right) \\ \qquad\vdots \\ \dfrac{du_n(t)}{dt} = f_n\left(u_1(t), u_2(t), \ldots, u_n(t)\right) \end{cases} \tag{1.1}$$

alakú differenciálegyenlet–rendszerrel adható meg, ahol $f_i : \mathbb{R}^n \to \mathbb{R}$ adott függvény, amely a folyamat dinamikáját írja le.

A dolgozat témája populációdinamikai modellek folytonos és diszkrét feladatának vizsgálata. Ez azt jelenti tehát, hogy a differenciálegyenletek pontos megoldása nélkül, a megoldások hosszú távú viselkedését elemezzük, továbbá olyan közelítő megoldásokkal foglalkozunk, amelyek megőrzik a folytonos feladat főbb jellemzőit [14].

Először a Húsvét–sziget élővilágát leíró differenciálegyenlet–rendszert ismertetjük. További célunk a korábban kidolgozott és matematikailag vizsgált modell továbbfejlesztése és annak matematikai és biológiai szempontok szerinti analízise.

A dolgozat második részében a Lotka–Volterra differenciálegyenlet–rendszer numerikus megoldásával foglalkozunk operátor–szeletelés alkalmazásával. Célunk a rendszerre alkalmazott numerikus módszerek geometriai tulajdonságainak vizsgálata, továbbá megfelelő numerikus módszer alkalmazása.

2. Előzmények

A Húsvét–sziget populációinak modellezésére 2008-ban Basener, Brooks, Radin és Wiandt egy matematikai modellt készített [7], [8]. Ebben három faj: az emberek, fák és patkányok kapcsolatát vizsgálják és modellezik közönséges differenciálegyenletek segítségével.

A modellben $P(t)$ jelöli az emberek számát, $R(t)$ jelöli azon patkányok számát, amelyet egységnyi fa termése el tud tartani. Az egy ember által felhasznált fa mennyiségét jelöljük $T(t)$-vel. A három populáció időbeli változását a

$$\begin{aligned}\frac{dP(t)}{dt} &= aP(t)\left(1-\frac{P(t)}{T(t)}\right)\\ \frac{dR(t)}{dt} &= cR(t)\left(1-\frac{R(t)}{T(t)}\right)\\ \frac{dT(t)}{dt} &= \frac{b}{1+fR(t)}T(t)\left(1-\frac{T(t)}{M}\right)-hP(t)\end{aligned} \tag{2.1}$$

alakú közönséges differenciálegyenlet–rendszer segítségével modellezték, ahol a, b, c, f, h és M paraméterek pozitív valós pozitív értékeket jelölnek. A dolgozatban a következő kérdéseket vizsgáljuk:

- Ha létezett volna csúcsragadozó a patkány populációval szemben, hogyan alakult volna a sziget élővilága?
- Elképzelhető-e valósághűbb modell az eredeti modellhez képest?
- Hogyan hat a paraméterek megválasztása a rendszer viselkedésére?

A dolgozatban vizsgált másik biológiai modell a Lotka–Volterra két szereplős modell, melyben $N(t)$ jelöli a zsákmányállatok, $P(t)$ pedig a ragadozó populáció nagyságát [11]. A két populáció kapcsolatát a

$$\begin{cases}\dfrac{dN(t)}{dt} = aN(t) - bN(t)P(t)\\ \dfrac{dP(t)}{dt} = cN(t)P(t) - dP(t)\end{cases} \tag{2.2}$$

alakú differenciálegyenlet–rendszer írja le [13], [15]. A rendszer megoldásai periodikusan oszcillálnak, zárt pályákon helyezkednek el. A dolgozatban olyan numerikus módszereket keresünk, melyek megőrzik a folytonos feladat ezen tulajdonságát.

3. Az eredmények összefoglalása

3.1. Húsvét–sziget élővilágának matematikai modellezése és vizsgálata

A dolgozatban új modelleket vizsgálunk a Húsvét–sziget élővilágának matematikai modellezésére. A humán és a patkány populációk csökkentik a fák mennyiségét, és a szigeten nem élt olyan ragadozó, amely meg tudta volna gátolni az elterjedésüket. Ezért tehát megvizsgáltuk azt az esetet, amikor a rágcsálók számát valamilyen csúcsragadozó vagy a humán populáció csökkenti.

Azt az esetet vizsgáljuk, amikor a funkcionális válasz I. típusú függvény, azaz

$$H = -gR(t) \tag{3.1}$$

alakú. Ekkor a $g > 0$ paraméter, azon rágcsálók száma amellyel egységnyi idő alatt csökken a populáció elemszáma. A módosított differenciálegyenlet–rendszer tehát

$$\begin{cases} \dfrac{dP(t)}{dt} = aP(t)\left(1 - \dfrac{P(t)}{T(t)}\right) \\ \dfrac{dR(t)}{dt} = cR(t)\left(1 - \dfrac{R(t)}{T(t)}\right) - gR(t) \\ \dfrac{dT(t)}{dt} = \dfrac{bT(t)}{1+fR(t)}\left(1 - \dfrac{T(t)}{M}\right) - hP(t) \end{cases} \tag{3.2}$$

alakú, ahol a, b, M, f, h, c és g adott pozitív paraméterek. A dolgozatban meghatározzuk az új rendszer egyensúlyi pontjainak a stabilitását.

1. Állítás. *A* (3.2) *alakú közönséges differenciálegyenlet–rendszernek négy darab egyensúlyi pontja van. Az egyensúlyi pontokat jelöljék $\mathcal{P}_5, \mathcal{P}_6, \mathcal{P}_6$ és $\mathcal{P}_8$. A $\mathcal{P}_5$ és $\mathcal{P}_7$ egyensúlyi pontok instabilak, a $\mathcal{P}_6$ és $\mathcal{P}_8$ egyensúlyi pontok pedig aszimptotikusan stabilak, a paraméterekre kapott adott feltételek esetén.*

Az (2.1) rendszer hátránya, hogy a valóságot több szempontból is pontatlanul írja le. Ezért a célunk egy olyan matematikai modell felírása, mely reálisabban ábrázolja a sziget élővilágának alakulását.

Az előzőekben láttuk, hogy a rágcsálók a fák gyümölcsének, így azok magjának elfogyasztásával meggátolják a növényzet megújulását. Ez azonban csak akkor történik meg, ha a magokból kifejlett fák lesznek, azaz a patkányok hatása csak valamennyi idő elteltével jelenik meg. Ez motiválja az eredeti rendszer módosítását késleltetett egyenlettel. Az így kapott késleltetett rendszer

$$\begin{cases} \dfrac{dP}{dt} = aP\left(1 - \dfrac{P}{T}\right) \\ \dfrac{dR}{dt} = cR\left(1 - \dfrac{R}{T}\right) \\ \dfrac{dT(t)}{dt} = \dfrac{b}{1+fR(t-\tau)}T(t-\tau)\left(1 - \dfrac{T(t-\tau)}{M}\right) - hP(t) \end{cases} \tag{3.3}$$

alakú.

2. Állítás. *A (2.1) közönséges differenciálegyenlet–rendszer és a (3.3) alakú késleltetett differenciálegyenlet–rendszer egyensúlyi pontjai megegyeznek.*

3. Állítás. *A $\mathcal{P}_1, \mathcal{P}_2$ és $\mathcal{P}_3$ egyensúlyi pontjai a (3.3) késleltetett rendszernek instabilak, tehát a késleltetés nem változtatja meg a stabilitásukat.*

1. Tétel. *A $\mathcal{P}_4$ egyensúlyi pont aszimptotikusan stabil minden $\tau \geq 0$ késleltetés esetén, ha a paraméterekre adott feltételek teljesülnek.*

A dolgozat ezen fejezete a Húsvét-sziget élővilágát leíró modellt vizsgálja. Azt vizsgáltuk, hogyan adható meg az ökológiai rendszert realisztikusabban leíró matematikai modell. Elemeztük továbbá ezen modellek egyensúlyi pontjait, stabilitásukat, továbbá numerikus szimulációkat készítettünk ezen eredmények alátámasztására [3], [4].

Elsőként azt az esetet tekintettük, hogy ha szigeten élt volna olyan ragadozó, vagy ha más külső hatás miatt a patkányok számát csökkentjük. A kapott rendszernek négy egyensúlyi pontja van, melyek közül kettő feltételek mellett aszimptotikusan stabil. Ezt a numerikus eredmények is alátámasztják, a rágcsálók száma pedig nullához tart.

A fejezet második részében késleltetett differenciálegyenlet segítségével modelleztük a három faj kapcsolatát. A kapott rendszernek négy egyensúlyi pontja, mely megegyezik az eredeti (2.1) rendszer egyensúlyi pontjaival. Vizsgáltuk ezen pontok stabilitását. Eredményül azt kaptuk, hogy a belső egyensúlyi pont feltételek mellett aszimptotikusan stabil tetszőleges késleltetés esetén. Ezeket numerikus szimulációk segítségével is vizsgáltuk.

3.2. Geometrikus integrátorok

Differenciálegyenletek segítségével számos biológiai, fizikai jelenség jól modellezhető. Ugyanakkor ezekben a modellekben a pontos megoldás csak kevés esetben határozható meg, ezért a matematikai modell megoldására numerikus módszereket használunk. Elvárásunk, hogy a numerikus megoldás megőrizze a folytonos feladat főbb kvalitatív jellemzőit. Ha a folytonos feladat geometriai jellemzőinek megőrzéséről beszélünk, akkor azt mondjuk hogy a numerikus megoldás megőrzi a feladat geometriai jellemzőit. Ezeket a numerikus módszereket összefoglalóan geometrikus integrátoroknak nevezzük [9], [12].

A dolgozat ezen fejezete a Lotka–Volterra rendszerre alkalmazott numerikus módszereket vizsgálja az operátor–szeletelési eljárás alkalmazásával. Ehhez először definiáljuk a Hamilton–rendszereket és Poisson–rendszereket, majd megvizsgáljuk folyamuk tulajdonságait.

A Hamilton–rendszerek a fizikai rendszerek időbeli fejlődését írják le. Meghatározhatóak három paraméter segítségével: t jelöli az időt, p ami általában lendületet jelent, q pedig a helyzetet írja le.

1. Definíció. *Legyenek $p, q : \mathbb{R}_0^+ \to \mathbb{R}^d$ függvények. Tegyük fel, hogy létezik olyan $H : \mathbb{R}^d \times \mathbb{R}^d \to \mathbb{R}$ folytonosan differenciálható függvény, melyre igazak az alábbiak:*

$$\begin{cases} \dfrac{dp(t)}{dt} = -\dfrac{\partial H(p(t), q(t))}{\partial q} \\ \dfrac{dq(t)}{dt} = \dfrac{\partial H(p(t), q(t))}{\partial p}. \end{cases} \tag{3.4}$$

Ekkor a fenti differenciálegyenlet–rendszert Hamilton-rendszernek nevezzük, a H függvényt pedig Hamilton-függvénynek.

2. Tétel ([9]). *Legyen $H(p, q)$ egy kétszer folytonosan differenciálható függvény. Ekkor minden t esetén a* (3.4) *Hamilton–rendszer folyama szimplektikus, azaz teljesül rá a*

$$(\Phi')^T J \Phi = J \tag{3.5}$$

összefüggés, ahol

$$J = \begin{pmatrix} 0 & I \\ -I & 0 \end{pmatrix} \tag{3.6}$$

alakú mátrix.

A Hamilton–rendszerek folyama szimplektikus és területmegőrző, továbbá létezik első integráljuk. A következőkben definiáljuk a Poisson zárójelet és segítségükkel általánosítjuk a Hamilton-rendszerek fogalmát.

2. Definíció. *Az $F(p, q), G(p, q) : C^1(\mathbb{R}^d \times \mathbb{R}^d) \to \mathbb{R}$ függvények Poisson zárójelén $\{\cdot, \cdot\}$ az*

$$\{F, G\} = \sum_{i=1}^{d} \left(\frac{\partial F}{\partial q_i} \frac{\partial G}{\partial p_i} - \frac{\partial F}{\partial p_i} \frac{\partial G}{\partial q_i} \right) \tag{3.7}$$

összefüggést értjük. Ez kompakt formában $\{F, G\}(y) = \nabla F(y)^T J^{-1} \nabla G(y)$ *alakban írható fel, ahol* $y = (p, q)$*,* J *pedig a* (3.6) *képletben definiált mátrix.*

Definiáljuk a Hamilton-rendszerek általánosítását, amelyet a Poisson zárójellel írhatunk fel.

3. Definíció. *Legyen* $B(y)$ *egy ferdén-szimmetrikus mátrix, továbbá tegyük fel, hogy teljesül rá a*

$$\sum_{l=1}^{n} \left(\frac{\partial b_{ij}(y)}{\partial y_l} b_{lk}(y) + \frac{\partial b_{jk}(y)}{\partial y_l} b_{li}(y) + \frac{\partial b_{ki}(y)}{\partial y_l} b_{lj}(y) \right) = 0 \tag{3.8}$$

tulajdonság minden i, j, k *esetén.*
Ekkor a

$$\{F, G\}_B(y) = \sum_{i,j=1}^{n} \left(\frac{\partial F(y)}{\partial y_i} b_{ij}(y) \frac{\partial G(y)}{\partial y_j} \right) \tag{3.9}$$

formulát általánosított Poisson zárójelnek nevezzük. Az így definiált differenciálegyenlet–rendszert pedig

$$\dot{y} = B(y) \nabla H(y) \tag{3.10}$$

Poisson rendszernek nevezzük.

A Poisson rendszer folyama a szimplektikussághoz hasonló tulajdonsággal rendelkezik, ezt nevezzük Poisson leképezésnek.

4. Definíció. *A* $\mathcal{G} : U \to \mathbb{R}^d$*,* $U \subset \mathbb{R}^d$ *transzformációt Poisson leképezésnek nevezzük, ha Jacobi mátrixára teljesül a*

$$(\mathcal{G}'(y))^T B(y) \mathcal{G}'(y) = B(\mathcal{G}(y)) \tag{3.11}$$

feltétel.

3. Tétel ([9]). *Ha a* $B(y)$ *a Poisson zárójelnek megfelelő tulajdonságokkal rendelkezik akkor a* (3.10) Φ *folyama Poisson leképezés.*

A Lotka–Volterra modell rendelkezik Poisson struktúrával, transzformáltja pedig Hamilton–rendszer. A megoldások zárt görbén helyezkednek, a zsákmány és ragadozó populáció száma pedig periodikusan változik. A numerikus megoldás során tehát fontos olyan numerikus megoldás alkalmazása, amely megőrzi a modell geometriai tulajdonságait. Numerikus módszerek folyamára is definiálhatóak a szimplektikusság és a Poisson leképezés fogalma. Ezeket vizsgáljuk a Lotka–Volterra rendszerre alkalmazva.

4. Tétel. *Az explicit és implicit Euler módszer sem nem szimplektikus, sem nem Poisson integrátor.*

Láttuk tehát, hogy az explicit és implicit Euler-módszerek nem őrzik meg a geometrikus tulajdonságokat. Alkalmaztunk tehát egy IMEX sémát, a szimplektikus Euler–módszert, amely egy szimpletikus és Poisson integrátor is [9]. Láttuk tehát, hogy az explicit és implicit Euler módszerek önmagukban nem őrzik meg a folytonos feladat geometriai tulajdonságait. A továbbiakban azt vizsgáljuk, hogy kombinálva az operátor–szeletelési eljárással megőrzi-e a feladat geometrikus tulajdonságait.

Legyen $H(p,q) = H_1(p,q) + H_2(p,q)$ a Hamilton-függvény egy tetszőleges felbontása, jelölje továbbá

$$\begin{aligned} A &= \frac{\partial^2 H_1}{\partial p^2}(p_1^n, q_1^n), \quad B = \frac{\partial^2 H_1}{\partial q \partial p}(p_1^n, q_1^n), \quad C = \frac{\partial^2 H_1}{\partial q^2}(p_1^n, q_1^n), \\ D &= \frac{\partial^2 H_2}{\partial p^2}(p_2^n, q_2^n), \quad E = \frac{\partial^2 H_2}{\partial p \partial q}(p_2^n, q_2^n), \quad F = \frac{\partial^2 H_2}{\partial q^2}(p_2^n, q_2^n). \end{aligned} \tag{3.12}$$

a $H(p,q)$ függvény parciális deriváltjait.

5. Tétel. *Tegyük fel, hogy a* (3.4) *feladatok megoldására a szekvenciális operátor–szeletelést alkalmazzuk, továbbá, hogy ezen feladatok numerikus közelítésére az explicit Euler-módszert alkalmazzuk. Ekkor az így kapott numerikus módszer szimplektikus, ha a*

$$\begin{aligned} ACDF + ACE^2 - B^2DF + B^2E^2 - 2BCDE &= 0 \\ 2ACE + 2CDE &= 0 \\ AC - B^2 + DF - E^2 &= 0 \end{aligned} \tag{3.13}$$

feltételek teljesülnek.

A tétel szerint tehát az explicit Euler-módszer önmagában nem szimplektikus integrátor, de a szekvenciális operátor–szeletelés alkalmazásával, továbbá a Hamilton-függvény megfelelő felbontásával már szimplektikussá válik.

Az eredmények azt mutatják tehát, hogy numerikus módszerek megfelelő kombinációja és az operátor–szeletelési eljárás segítségével a numerikus megoldás megőrzi a folytonos feladat szimplektikus tulajdonságát. Megmutattuk, hogy a szimplektikus tulajdonság megőrzése egyaránt függ a numerikus módszertől és a Hamilton–rendszer felbontásától.

Alkalmazzuk az operátor–szeletelés a Lotka–Volterra rendszerre, mint Poisson rendszerre a következő alakban

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = -NP \cdot \dfrac{\partial V(N,P)}{\partial P}, \quad N(0) = N_0 \\ \dfrac{dP}{dt} = NP \cdot \dfrac{\partial V(N,P)}{\partial N}, \quad P(0) = P_0. \end{cases} \tag{3.14}$$

Megvizsgáljuk a kombinációját két implicit módszernek az implicit és szimplektikus Euler-módszerekne.

6. Tétel. *Ha az implicit Euler-módszer és a szimplektikus Euler-módszer kombinációját alkalmazzuk a Lotka–Volterra rendszerre, továbbá a Poisson-rendszer felbontására a szekvenciális operátor–szeletelést, akkor a kapott numerikus módszer Poisson integrátor.*

Az dolgozat foglalkozik a geometrikus integrátorok elméleti hátterével, majd alkalmazásával a Lotka–Volterra rendszerre. A fejezetben a geometrikus integrátorok alapjait tárgyaltuk folytonos esetben, illetve numerikus módszerek esetén. Majd ezeket kombináltuk az operátor–szeletelési eljárás alkalmazásával. Nyitott probléma és fontos kérdés, hogy különböző operátor–szeletelési módszerek esetén mely numerikus módszerek őrzik meg a feladat geometriai jellemzőit, azaz geometrikus integrátorok-e. További nyitott kérdés a geometriai tulajdonságok megőrzésének vizsgálata Richardson–extrapoláció, illetve lineáris többlépéses módszerek esetén [1], [2].

Hivatkozások

[1] I. Faragó, R. Horváth, G. S. Sebestyén, Qualiatively adequate numerical modeling of some biological processes, 9th International Conference for Promoting the Application of Mathematics in Technical and Natural Sciences - AMiTaNS'17. p.20002, 2017.

[2] I. Faragó, G. S. Sebestyén, Operator splitting methods for the Lotka–Volterra equations, Electronic Journal of Qualitative Theory of Differential Equations, (48) pp. 1-19., 2018.

[3] G. S. Sebestyén, I. Faragó, Invasive species model with linear rat harvesting on Easter Island, Journal of Applied and Computational Mathematics, 4(6), p. 6., 2015.

[4] G. S. Sebestyén, Modelling the ecosystem of the Easter Island with delay differential equations, Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis De Rolando Eotvos Nominate Sectio Computatorica, 45, pp. 169-181, 2016.

[5] G. S. Sebestyén, I. Faragó, R. Horváth, R. Kersner, M. Klincsik, Stability of Patterns and Constant Steady States for a Cross-Diffusion System, Journal of computational and applied mathematics, 293. pp. 208-216, 2016.

[6] G. S. Sebestyén, L. Székelyhidi Jr, Laminates Supported on Cubes, Journal of Convex Analysis 24 : 4 pp. 1217-1237. , 21 p., 2017.

[7] W. Basener, Brooks, Radin, Wiandt, Rat instigated human population collapse on Easter Island. Nonlinear Dynamics, Psychology and Life Science, 12, 227-240, 2008.

[8] W. Basener, Brooks, Radin, Wiandt, Spatial effects and Turing instabilities in the invasive species model, Nonlinear Dynamics, Psychology and Life Science, Vol. 15, No. 4. pp. 455-464, 2011.

[9] E. Hairer, C. Lubich, G. Wanner, *Geometric Numerical Integration*, Springer-Verlag, Berlin, 2002.

[10] A. Hastings, *Population Biology (1 st edtition 1997)*, New York, Springer-Verlag, 2000.

[11] A. J. Lotka, Contribution to the Theoriy of Periodic Reactions, *Journal of Physical Chemistry*, 14, 271, 1910.

[12] R. Meyer-Spasche, M. J. Gender, *An Introduction to Numerical Integrators Preserving Physical Properties*, In Applications of Nonstandard Finite Difference Schemes, 1-67, 2000.

[13] J. D. Murray, *Mathematical Biology.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1989.

[14] Tóth J., Simon L. P., Differenciálegyenletek, Typotex, 2009.

[15] V. Volterra, U. D'Ancona, Les Associations Biologiques au Point de Vue Math´ematique, Hermann, Paris, 1935.